第 37 卷第 14 期
2017 年 7 月
生 态 学 报
ACTA ECOLOGICA SINICA
Vol.37,No.14
Jul.,2017

DOI: 10.5846/stxb201604250779
刘炳亮,苏金豹,马建章.旅游区游憩活动对鸟类扩散种子的影响.生态学报,2017,37(14):4786-4794.
Liu B L, Su J B,Ma J Z.Effects of recreational activities on bird-mediated seed dispersal in tourism areas.Acta Ecologica Sinica,2017,37(14):4786-4794.

旅游区游憩活动对鸟类扩散种子的影响

刘炳亮[1,*],苏金豹[2],马建章[3]
1 鲁东大学商学院,烟台 264025
2 东北林业大学经济管理学院,哈尔滨 150040
3 东北林业大学野生动物资源学院,哈尔滨 150040

摘要:鸟类在植物种子传播中扮演着重要的角色。为了研究旅游活动对鸟类传播种子的影响,在兴凯湖自然保护区游憩区和非游憩区选择黄檗(*Phellodendron amurense* Rupr.)树种作为观测对象进行对比研究。结果显示,游人活动高峰时段游憩区鸟的取食行为发生了明显改变,取食鸟的物种丰富度、取食频度、取食时间以及种子取食量均显著减少。观察发现,游人活动干扰是导致鸟的取食行为发生改变的根本原因。取食行为的改变,减少了种子的扩散机会,进一步导致了幼苗更新量的减少以及相对较短的扩散距离。此外,对幼苗更新格局的检验发现,游憩区幼苗在空间分布上明显偏向景观内部。产生该结果的原因与鸟的飞离路径有关,来自景观外部的游人干扰压力可能是导致鸟的飞行路径发生改变的主要原因。结果表明,旅游活动可能通过干扰动植物关系对植物产生连锁影响。
关键词:动植物关系;旅游干扰;种子扩散;游憩带管理

Effects of recreational activities on bird-mediated seed dispersal in tourism areas

LIU Bingliang[1,*], SU Jinbao[2],MA Jianzhang[3]
1 *Business college*,*Ludong university*,*Yantai* 264025,*China*
2 *Economy and management college*,*Northeast forestry university*,*Harbin* 150040,*China*
3 *Wildlife and resources management college*,*Northeast forestry university*,*Harbin* 150040,*China*

Abstract: Birds play a key role in seed dispersal of plants. To investigate influences of tourism activities on bird-mediated seed dispersal, we conducted a comparison study by selecting *Phellodendron amurense* Rupr. individuals for observation at a recreation site and non-recreation site at the Khanka Lake Nature Reserve. The results showed that bird-feeding behaviors were significantly altered at the recreation site during rush hours with intensive visitation. Bird species richness, feeding frequency, feeding time, and predation numbers all markedly decreased. It was found that recreational disturbances were the fundamental factors leading to the changes in bird feeding behaviors. Changes in feeding behaviors of birds reduced opportunities for seed dispersal, further resulting in the reduction of recruits and shorter distances of dispersal. In addition, seedlings were mostly established inside the landscape at the recreation site, which was linked to changes in the paths birds flew caused by recreational disturbances. The results suggested that recreational activities could cause ripple effects on plants through disturbing animal-plant relationships.

Key Words: animal-plant relationships; tourism disturbance; seed dispersal; recreation zone management

种子扩散是种子离开母树、扩散至适宜萌发生境和生长地的过程[1]。如果种子在空间上高度聚集,最终

基金项目:国家林业局中俄边境濒危物种野外巡护及生境维护项目(2014-2016);鲁东大学人文社会科学研究项目(WY2014023)
收稿日期:2016-04-25; **网络出版日期:**2017-03-02
*通讯作者 Corresponding author.E-mail: cites.nature@hotmail.com

会导致密度制约性死亡,降低种子的成活率[2]。因此,种子扩散被认为是植物个体物理运动的唯一机会[3],它对植物种群大小、遗传多样性、种群分化以及生物多样性具有重要意义[4]。同时,种子扩散的空间格局构成了一个潜在的空间模板,对未来种群乃至整个群落的演替过程都将产生重要影响[5-6]。

作为一种重要的传播媒介,鸟类在一些植物种子的长距离传播、幼苗逃避竞争中扮演着极其重要的角色[7-8]:首先,鸟的数量对植物幼苗补充量具有重要影响[8];其次,鸟的取食时间、飞离母树的距离、种子的取食数量等对种子的空间散布格局具有决定性作用[9-10],并最终影响种子的萌发率和幼苗成活率[11]。

然而越来越多的研究发现,人类活动如公路修建、森林砍伐、旅游开发等已经使许多景观导致了严重的破碎化,降低了景观的生态连通度,阻碍了鸟类在大尺度空间上的运动,切断了它们对某些植物种子的长距离扩散[12-17];而频繁的人类活动对鸟的生理或社群行为也产生了各种消极影响[17-22]。基于这些研究,笔者猜想,除了景观破碎化对种子扩散产生的隔离效应之外,人类活动是否会通过干扰鸟的行为而对种子扩散产生连锁影响?如果这种影响存在,那么是通过何种机制产生的?这种影响是否会进一步改变植物幼苗的更新与空间分布格局?本研究即是基于该假设,选择典型的具有高强度人类活动的旅游区对鸟类扩散种子影响进行研究,以此深入了解人类活动对种子扩散这种生态过程的影响,这对于景观生态安全、干扰源控制、旅游地人地关系管理具有重要意义。

1　实验方法

1.1　研究区概况

实验选择在兴凯湖自然保护区(45°01′—45°34′N,131°58′—133°07′E)内进行。兴凯湖自然保护区位于黑龙江省鸡西市东部(距鸡西市 120 km、密山市 63 km),总面积 2854 km^2,其中水域面积 1235 km^2,是中俄边境的界湖。兴凯湖自然保护区由于地处鸟类南北迁徙的咽喉地带,每年春、秋两季成千上万只候鸟均在此停歇、觅食、繁殖,是三江平原最大的水鸟栖息繁殖地,具有较高的鸟类物种多样性。

1.2　气候条件

兴凯湖地区属温带大陆性季风气候。冬季漫长干燥,严寒少雪;夏季温热湿润,雨量充沛;春秋两季短促,气候多变;春季多风降水少,秋季少雨降温缓慢。年平均气温 3℃,1 月份最冷,月均−18℃,最低达−39℃;7 月份最热,月均 21℃,最高达 36℃。

兴凯湖地区年平均降水量 654 mm,月降水量以 8 月份为最多,平均 119.7 mm,1 月份最少,平均只有 5.4 mm。兴凯湖地区春夏季盛行西南风,秋冬季多西北风。年平均风速 4.0 m/s,年均大风天数 38 d。无霜期 147 d,湖水封冻期 160 d。

1.3　野生动植物概况

兴凯湖在湿地生物多样性保护中占有重要地位。据最新统计,保护区内有高等植物 691 种,其中包括兴凯湖松(*Pinus takahasii* Nakai)、胡桃楸(*Juglans mandshurica* Maxim.)、水曲柳(*Fraxinus mandschurica* Rupr.)、黄檗(*Phellodendron amurense* Rupr.)、紫椴(*Tilia amurensis* Rupr.)、野大豆(*Glycine soja* Sieb. Et Zucc.)等国家级珍稀濒危植物 10 种。区内脊椎动物 363 种,其中国家二级保护动物 5 种。圆口类 2 种,鱼类 69 种,两栖类 7 种,爬行类 8 种,兽类 40 种,包括赤狐(*Vulpes vulpes*)、雪兔(*Lepus timidus*)、马鹿(*Cervus elaphus*)等。兴凯湖有鸟类 237 种,是亚太候鸟迁徙的重要通道。其中有丹顶鹤(*Grus japonensis*)、东方白鹳(*Ciconia boyciana*)等国家一级保护鸟类 9 种,国家二级保护鸟类 41 种。

1.4　实验区选择

植物的种群更新不仅取决于鸟的传播距离[23-24],也与生境类型和环境条件有直接的关系[25]。为消除环境差异可能产生的影响,本实验在同一类型景观中选择游憩区和非游憩区进行对照实验。两个实验区距离约 2.2 km。其中,游憩区存在大量游人活动,日均客流量约 1000—2000 人左右;非游憩区无人类活动干扰。

观测地点选择林缘的开放地带,方向一致,坡度≤15°。优势乔木主要有山杨(*Populus davidiana* Dode)、

樟子松(*Pinus sylvestris* var. *mongolica*)、春榆(*Ulmus davidiana* var. *japonica*)、黑桦(*Betula dahurica* Pall.)、茶条槭(*Acer ginnala* Maxim.)等;灌木主要有金刚鼠李(*Rhamnus diamantiaca* Nakai)、小叶鼠李(*Rhamnus parvifolia* Bunge)、刺五加(*Acanthopanax senticosus* (Rupr. Et Maxim.) Harms)、短梗五加(*Acanthopanax sessiliflorus*)、卫矛(*Euonymus alatus* (Thunb.) Sieb.)、刺蔷薇(*Rosa acicularis* Lindl.)、暴马丁香(*Syringa reticulata* var. *amurensis*)等;草本植物有苍耳(*Xanthium sibiricum*)、伪泥胡菜(*Serratula coronata*)、打碗花(*Calystegia hederacea*)、牻牛儿苗(*Erodium stephanianum* Willd.)、老鹳草(*Geranium wilfordii*)、玉竹(*Polygonatum odoratum*)、茜草(*Rubia cordifolia*)、东北蒲公英(*Taraxacum ohwianum*)、林大戟(*Euphorbia lucorum*)等。黄檗在该区域属于非优势树种。

1.5 观测样本选择

选择黄檗(*Phellodendron amurense* Rupr.)为观测对象。黄檗又名黄菠萝,北方花期为 5—6 月,花小,单性、雌雄异株;果实圆球形,蓝黑色,为浆果状核果,表面有浅纵沟;种子呈半卵形,数量 2—5 粒,果期 9—10 月。该树种主要通过食果鸟扩散,能够很好地反映鸟类对种子的扩散影响。

由于兴凯湖自然保护区秋冬季食果鸟的数量从每年的 9 月份开始递增,10 月初数量达到最大值,且该时段正值秋季旅游高峰期,因此于 2014 年 9 月 10 日至 10 月 10 日整个果熟期至落果期(非果实歉收年)在游憩区和非游憩区分别选择 3 株黄檗母树进行重复实验。母树间距约 800—1200 m 不等,每株母树周围无其它黄檗母树。6 株母树生长状况良好,高度均在 15—20 m,结实期果实产量无明显差异。

1.6 野外观测

选择视野开阔、隐蔽地点,采用 Celestron G2 望远镜(20×50 倍)每 2d 全天候观察 1 次。时间从 6:00 至 18:00,取食特征以 2 h 为一个观测单位。

观测过程中对鸟类取食行为及取食方式(包括鸟的种类、整吞或啄食、取食频度、取食时间、单次取食量等)进行记录。同时根据鸟的形态特征、鸣叫及活动姿态等进行鉴定识别。由于某些体型较小如鹟科的斑鸫(*Turdus eunomus*)、鳾科的普通鳾(*Sitta europaea*)、雀科的普通朱雀(*Carpodacus erythrinus*)等通常为多只同时取食,很难对所有个体进行精确观察,因此只对某一个体的取食行为进行典型观察[25],然后对整体进行估算。

为了检验两个实验区黄檗果实在形态上是否存在差异,于观测初期选择目标树种随机采集种子并测量种实的形态参数。方法是从 6 株母树分别随机采集 20 个种实(总计 120 粒),用电子天平(精确到 0.01)及游标卡尺分别对果实和种子的重量与直径进行测量,然后计算平均值。

经测量,游憩区黄檗果实每粒平均重量 0.63 g($N=60$),直径 9.61 mm($N=60$);种子平均重量 0.069 g/枚($N=60$);非游憩区黄檗果实平均每粒重 0.65 g($N=60$),直径 9.63 mm($N=60$),种子平均重量 0.070 g/枚($N=60$)。双样本差异性检验(Two sample *t*-test)结果显示,两个实验地的果实在外形特征上并无明显差异(重量 $P>0.2$;直径 $P>0.3$)。

1.7 幼苗更新量及空间分布格局检验

幼苗的更新统计选择第 2 年(2015 年 5 月)进行。方法是以所观测的黄檗母树为中心,在其周围用丈绳量取 200 m×200 m 的区域,然后对内部的当年实生苗进行记录,包括数量、扩散距离以及方位等。

1.8 数据处理与检验

采用 *t*-test 的统计学方法(Two sample *t*-test 和 paired *t*-test)检验两个实验区鸟类取食行为的差异性,显著性水平设置为 $\alpha=0.05$;相关图形通过 Origin 8.5 软件来完成。

2 结果分析

两个实验区共记录到 18 种鸟取食黄檗种实,其中游憩区 15 种,非游憩区 18 种(表 1)。白腹鸫(*Turdus pallidus*)、赤颈鸫(*Turdus ruficollis*)、红胁蓝尾鸲(*Tarsiger cyanurus*)在游憩区未见记录。通过对两个实验区总体物种丰富度的检验发现,在整个观测期内两者之间并无显著差异($P>0.05$)。

表 1　游憩区和非游憩区鸟类取食黄檗种实的行为比较

Table 1　Compare of birds′ behaviors in feeding on fruits of *Phellodendron amurense* Rupr. between the recreation site and the non-recreation site

鸟种类 Species	取食频度/(只 次 d^{-1}) Feeding frequency		取食时间 /(s 只$^{-1}$次$^{-1}$) Feeding time		取食数量/(粒 只$^{-1}$次$^{-1}$) Feeding numbers	
	游憩区 Recreation site	非游憩区 Non-Recreation site	游憩区 Recreation site	非游憩区 Non-Recreation site	游憩区 Recreation site	非游憩区 Non-Recreation site
啄木鸟科 Picidae						
黑枕绿啄木鸟 *P. canus*	0.8	1.5	23.3±10.1	32.6±15.9	2.5±0.4	3.5±0.6
大斑啄木鸟 *D. major*	0.9	2.8	19.4±7.4	39.3±16.6	1.2±0.2	2.0±0.8
小斑啄木鸟 *D. minor*	0.6	2.2	20.6±9.8	36.4±15.1	0.9±0.2	1.1±0.5
太平鸟科 Bombycillidae						
小太平鸟 *B. japonica*	2.2	5.3	15.5±11.4	33.1±23.1	1.0±0.2	2.2±0.3
太平鸟 *B. garrulus*	2.6	4.9	16.3±15.6	35.2±21.8	1.1±0.3	2.5±0.2
鹟科 Muscicapidae						
斑鸫 *T. naumanni*	14.2	51.5	29.2±35.2	64.5±42.2	2.4±2.0	7.5±5.5
白腹鸫 *T. pallidus*	—	5.5	—	60.2±36.8	—	7.0±4.2
赤颈鸫 *T. ruficollis*	—	0.4	—	58.6±38.9	—	5.2±3.4
灰背鸫 *T. hortulorum*	0.2	4.5	24.2±33.8	59.8±40.4	3.4±2.6	8.0±4.5
红胁蓝尾鸲 *T. cyanurus*	—	0.08	—	33.5±22.6	—	6.6±3.8
鸦科 Corvidae						
灰喜鹊 *C. cyana*	1.0	2.2	32.6±22.8	55.2±35.8	2.0±1.2	3.2±1.5
喜鹊 *P. pica*	1.1	1.95	35.1±24.6	49.6±38.6	1.9±1.0	2.2±1.1
鳾科 Sittidae						
普通鳾 *S. europaea*	4.4	6.2	—	—	—	—
雀科 Fringillidae						
普通朱雀 *C. erythrinus*	5.0	5.2	—	—	—	—
北朱雀 *C. roseus*	6.8	5.5	—	—	—	—
芦鹀 *E. schoeniclus*	6.2	5.8	—	—	—	—
田鹀 *E. rustica*	8.8	5.9	—	—	—	—
黄雀 *C. spinus*	7.1	5.3	—	—	—	—

观察发现,在所有取食黄檗果实的鸟类中,并非全部是种子的扩散者。其中,啄木鸟科的黑枕绿啄木鸟(*Picus canus*)、小斑啄木鸟(*Dendrocopos minor*)、大斑啄木鸟(*Dendrocopos major*)、鸦科的喜鹊(*Pica pica*)、灰喜鹊(*Cyanopica cyana*)以及鹟科的斑鸫(*Turdus naumanni*)、白腹鸫(*Turdus pallidus*)等主要取食果肉或整吞果实。这种取食方式对种子无损坏,果肉被消化后,种子便可以通过粪便排出,并随鸟的飞离而落在母树附近或其它较远的地方,从而实现扩散,因此它们是黄檗种子的传播者。这与其他研究者的发现[26-27]相一致。其它几种如鳾科的普通鳾(*Sitta europaea*)、雀科的北朱雀(*Carpodacus roseus*)等则是将果实啄开,直接啄食种子。这种方式通常会使种子破损[26],因此它们是种子的捕食者或消耗者,而非传播者。

2.1　全天取食行为分析

全天取食行为比较发现,两个区域中鸟的取食行为(扩散者)存在明显差异(图 1)。游憩区中食果鸟的取食频度平均每天只有 2.7 只/次,而非游憩区平均 6.9 只/次,游憩区比非游憩区低 60.8%,两个区域存在显著差异(t=-2.91164,df=8,P<0.02);游憩区中鸟的平均取食时间为(24.0±18.9)s 只$^{-1}$次$^{-1}$,非游憩区中平均(45.7±29)s 只$^{-1}$次$^{-1}$,游憩区比非游憩区减少 47.5%(t=-9.02513,df=8,P<0.001)。取食时间的减少导致了取食数量的下降,游憩区鸟的取食数量平均只有(1.8±0.7)粒 只$^{-1}$次$^{-1}$,非游憩区中平均为(4.25±2.2)粒 只$^{-1}$次$^{-1}$,两者相差 57.6%,差异性极为显著(t=-8.5868,df=8,P<0.001)。

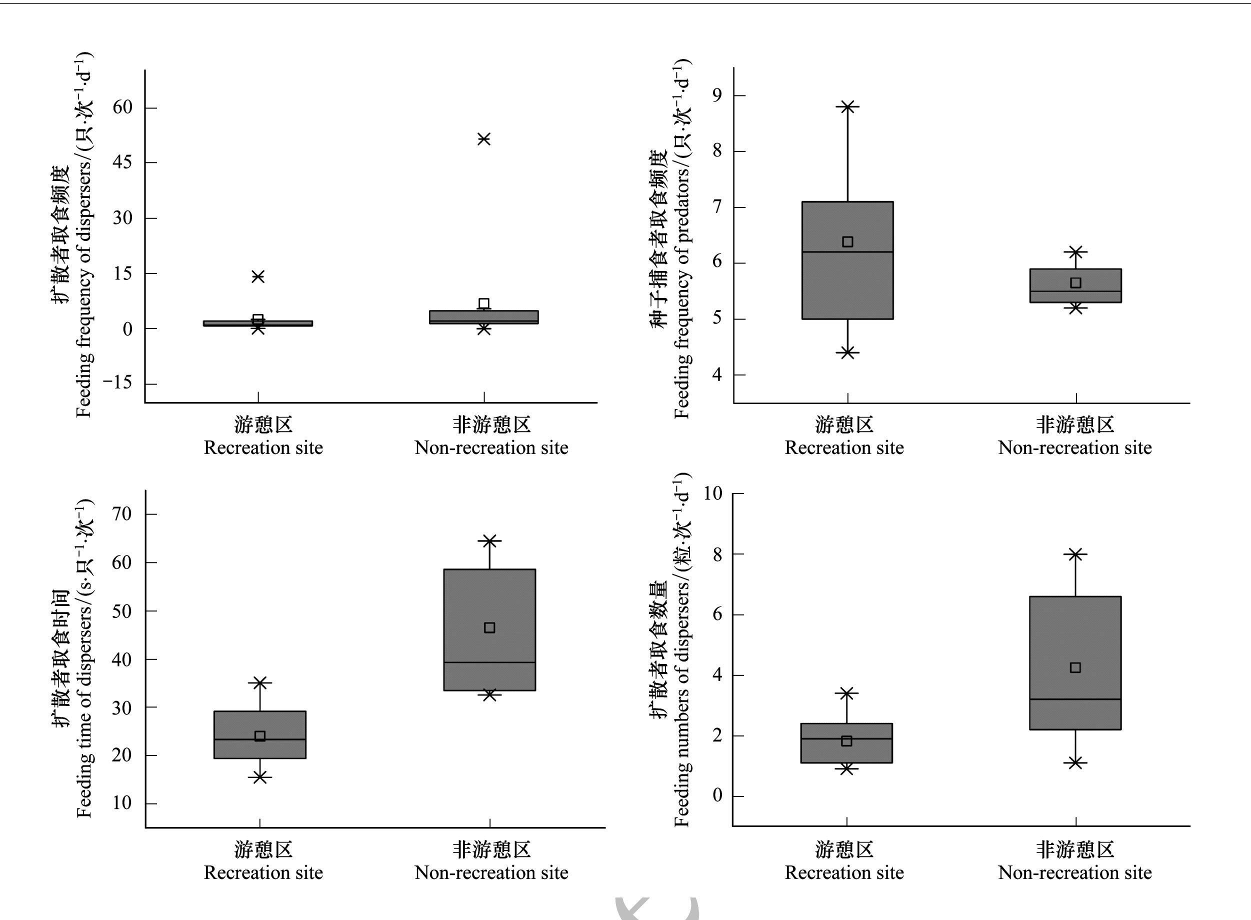


图 1 游憩区和非游憩区 1d 中鸟的取食总体差异

Fig.1 Differences of birds' feeding behaviors in total between the recreation site and the non-recreation site one day

与种子扩散者不同,游憩区中种子捕食者(非扩散者)的取食频度日均 5.7 只/次,非游憩区 4.8 只/次,游憩区不仅没有减少,相反比非游憩区增加 17%(t=1.21801,df=5,P>0.2)。

2.2 食果肉鸟(扩散者)一天中不同时段的取食行为分析

观测结果显示,游憩区中食果鸟的取食行为在一天中不同时段产生了明显的波动(图 2)。与非游憩区相比,6:00—8:00 时段游憩区中鸟的取食频度、取食时间和取食数量均无显著差异(取食频度:t=−3.10835,df=2,P>0.05;取食时间:t=−2.02061,df=2,P>0.05;取食数量:t=−2.89676,df=2,P>0.05)。但该时段游憩区中取食鸟的物种丰富度略高于非游憩区,但也无显著差异(t=0.86776,df=4,P>0.4)。

8:00 后,随着游人和交通量的增加(瞬时游客量最高可达 1000 人),游憩区中食果鸟的物种丰富度、取食频度、取食时间以及取食数量均迅速下降。尤其在中午游憩活动高峰时段,两者差异性显著(P<0.001)。在 8:00—16:00 时段,游憩区与非游憩区中的 4 个观测变量均存在显著差异(丰富度:t=−4.18402,df=3,P<0.03;取食频度:t=−4.0138,df=3,P<0.03;取食时间:t=−6.46519,df=3,P<0.01;取食数量 t=−5.67537,df=3,P<0.02)。但 16:00 以后随着游人的减少,游憩区中鸟的物种丰富度、取食频度、取食时间和取食数量均开始回升,并接近非游憩区水平(丰富度:t=-0.77149,df=2,P>0.1;取食频度:t=-0.91586,df=2,P>0.1;取食时间:t=-0.18545,df=2,P>0.09;取食数量:t=0.93455,df=2,P>0.1)。

2.3 幼苗更新检验

对幼苗更新调查发现,所有母株树冠下均无实生苗出现。游憩区 3 个调查样方中当年实生苗更新量平均 26.7 株,非游憩区 35.7 株,游憩区比非游憩区少 32%(图 3,t=−3.42338,df=4,P<0.03)。游憩区幼苗距离母树树冠的平均扩散距离为 40.8 m(N=80)(图 3),其中最近为 6.1 m,最远为 91.76 m;非游憩区中平均扩散距离为 42.3 m(N=111)(图 3),其中距离母株树冠最近 6.82 m, 最远 97.29 m。两者的平均扩散距离相差 1.5 m

—□— 游憩区　—○— 非游憩区

物种丰富度 Species richness

取食频度 Feeding frequency/(只/次)

取食时间 Feeding time/(s·只$^{-1}$·次$^{-1}$)

取食数量 Feeding numbers/(粒·只$^{-1}$·次$^{-1}$)

观测时间 Observation time

图 2　游憩区和非游憩区食果鸟不同时段的取食动态

Fig.2　Dynamics of frugivorous′ behaviors at the recreation site and the non-recreation site across one day

(3.1%),但不存在显著差异(t = 0.45412, df = 189, P = 0.65062)。游憩区中幼苗的空间分布频度主要集中在10—50 m范围内(图 4),非游憩区空间分布频度主要集中在20—60 m(图 4)。两者的空间分布总体上均遵循负指数分布[28],符合鸟类的扩散规律[29]。

此外,幼苗的空间分布格局检验结果显示,游憩区中有84%的幼苗分布于景观内部,只有16%被扩散至林缘的开放地带;而非游憩区中只有57%分布于景观内部,43%被扩散至林缘开放地带。

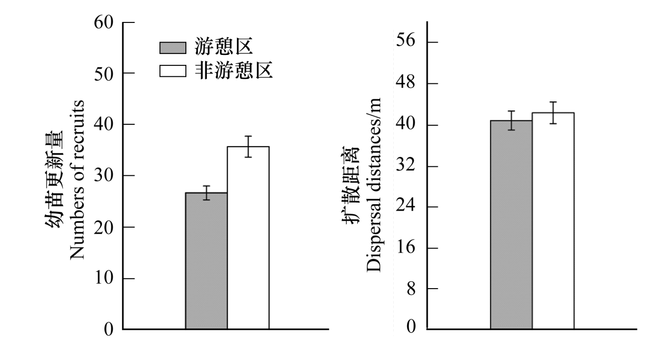


图 3　游憩区和非游憩区黄檗幼苗更新量与扩散距离

Fig.3　Mean numbers of recruits and dispersal distances of *Phellodendron amurense* Rupr. seedlings at the recreation site and the non-recreation site

3　讨论

研究表明,林缘增加了景观在空间上的连通性,能促进某些鸟类在该区域的活动[3,30]。然而本实验中,游憩区林缘在有游人活动的情况下鸟的取食活动发生明显改变,取食鸟的物种丰富度、取食频度、取食时间等均显著减少。而取食行为的改变进一步影响了种子扩散,改变了幼苗的更新数量和空间分布格局。该结果证明

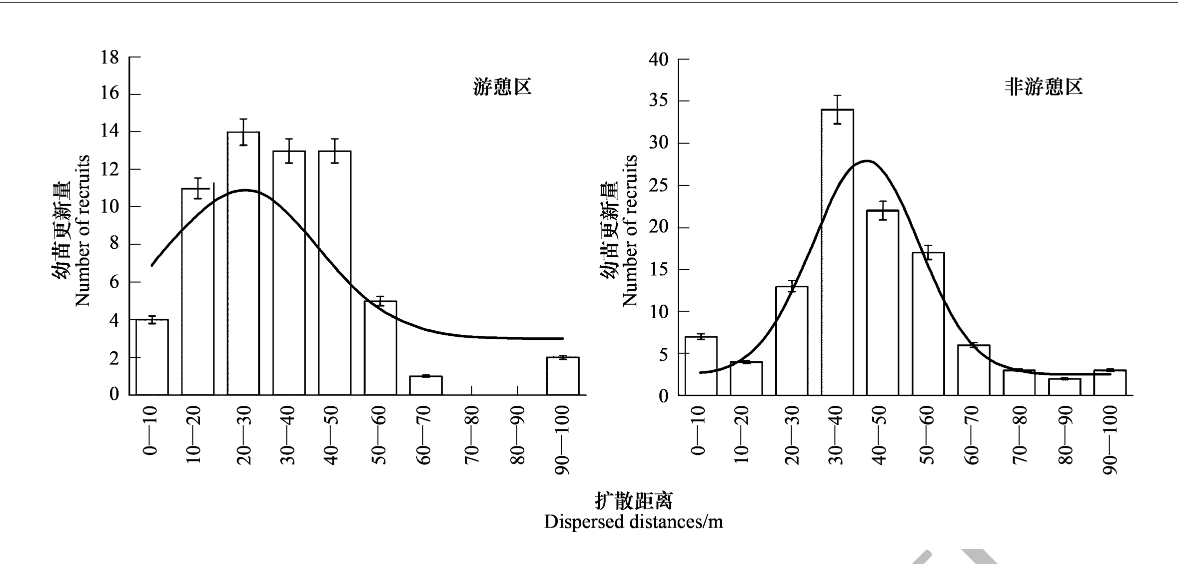


图 4 游憩区(A)和非游憩区(B)中黄檗幼苗的空间分布频度

Fig.4 Spatial distribution frequency of recruits of *Phellodendron amurense* Rupr. at the recreation site and the non-recreation site

了旅游活动对鸟类扩散种实的影响,这与本研究假设相一致。

观察发现,游人活动干扰是导致鸟的取食行为发生改变的主要原因。在游憩区,游人多喜欢在林缘或树下进行游憩活动,这给鸟的取食行为带来了显著影响。游人的各种行为如打闹、跑动、喧哗以及体育运动等使大部分鸟在取食过程中表现出高度的警惕性(如频繁的观望、跳动、甚至惊飞等),降低了取食专注度,尤其在距离母株 10 m 范围内,干扰尤为明显。有些游客在游憩过程中甚至对鸟发出明显的威胁性动作,如投掷食物和石块、惊叫、摇动树干等,使得部分鸟在尚未完成取食过程即被惊飞。取食行为的改变不仅直接减少了取食频度,缩短了取食时间,减少了种子直接扩散的数量,而且也导致部分未被完全取食的种实因鸟的惊飞而直接掉落于母株树冠下或距离母树较近的距离范围内,距离较近的种子最后可能因密度性制约或母树的自毒性作用而死亡,从而减少了种子扩散的机会。此外,也有部分数量的鸟由于游人活动干扰在尚未飞达母树便改变路径飞离了游憩区,这同样减少了种子扩散的机会。

游憩区一天中不同时段鸟的取食行为(图 2)变化表明,旅游活动强度与鸟的取食行为具有直接的相关性。8:00 前和 16:00 后游憩区在无游人或少量游人活动的情况下,鸟的取食行为与非游憩区并无明显差异。但在 8:00—16:00 游人活动高峰期,游憩区中鸟的取食行为则发生显著变化。这给旅游活动干扰提供了直接的证据。但一个显著的结果是,游憩区在清晨无游人活动的情况下,取食鸟的物种丰富度略高于非游憩区(图 2)。产生该现象的原因可能是因为游憩区因旅游开发导致景观在空间上更具连通性和开放性,加之林缘环境(如光照、温度等)的改变,使得食果鸟在无游人活动时更倾向于在该区域活动[2,27]。此外,相对于非游憩区而言,游憩区中取食鸟的总体物种丰富度在整个观测期并未发生显著变化,这可能与旅游干扰强度有关,即旅游强度可能尚未达到使物种丰富度发生显著变化的阈值。但此推论尚缺乏实验证据,需要在未来的工作中做进一步的观察加以验证。

尽管本实验中鸟的取食行为均受到了旅游活动的影响,但观察发现,在相同的干扰条件下不同的鸟类个体对干扰的反应明显不同。体型相对较小的鸟如鸫科的斑鸫(*Turdus naumanni*)以及太平鸟科的太平鸟(*Bombycilla garrulus*)等对游人干扰较为敏感,它们即使在游人较少的情况下也会产生明显的惊扰行为。而体型较大的食果鸟如喜鹊(*Pica pica*)、大斑啄木鸟(*Dendrocopos major*)等对游人活动干扰的反应相对较弱,在游人较少、低噪音环境中它们几乎不受影响,只有在游人活动高峰期,它们才会产生警惕和惊飞行为,缩短取食时间减少取食频度。但相对于游人干扰,这些体型较大的鸟类个体对机动车噪音较为敏感,尤其在交通量较大时段,惊飞频率较高。此外,游憩区中一些小型鸟如鳾科的普通鳾(*Sitta europaea*)、雀科的普通朱雀(*Carpodacus erythrinus*)和田鹀(*Emberiza rustica*)等尽管数量相对较多,但它们是种子的捕食者和破坏者,因此

不仅无法实现种子扩散，而且可能导致种实被扩散数量的减少。

通常情况下，地表的种子库在不同年份变化较大，但总体上趋于稳定[31]。本实验虽然没有对种子库进行检验，但游憩区幼苗补充量的显著减少也在一定程度上反映了旅游活动的干扰效应。通过以上分析发现，这种干扰主要来自两个方面：一方面，物种丰富度、取食频度、取食时间和取食数量的下降直接减少了种子的扩散机会；另一方面，旅游干扰使得一些果实在尚未被完全取食的情况下而直接落于母树树冠下，最后可能因捕食、病毒、竞争或自毒作用而导致死亡[32-33]。这可能也是母株树冠下无实生苗出现的根本原因。另外，由于种子萌发对水分的要求比较严格，黄檗种子尤为敏感[34]，因此，游憩区中游人践踏导致的物理环境的改变如土壤板结、干旱缺水等可能也是导致部分种子无法萌发的重要原因[35]。

导致游憩区与非游憩区幼苗空间分布格局差异的原因主要源于鸟的飞离路径的不同。观察发现，游憩区中鸟的飞离路径大多朝向景观内部或平行于边缘方向，这可能与游人活动方位有关。因为游人活动大多处于林缘的开放地带，这种来自景观外部的干扰压力迫使鸟的飞离路径更多地偏向林内；而非游憩区中由于无游人活动干扰，因此，大多数鸟的飞行路径更偏向于开放空间，这符合“景观的连通性（开放性）有利于物种向边缘溢出[30]”的假说。尽管幼苗期通常需要一定荫蔽，但非游憩区中幼苗的扩散格局在一定程度上排除了黄檗幼苗更新对于荫蔽的依赖性。

需要说明的是，本研究没有考虑取食过程中不同鸟类物种之间的竞争（驱赶）行为，同时也未对种子雨和种子库做进一步监测，这在一定程度上限制了对幼苗更新量以及空间分布的解释。在未来的研究中将进一步关注旅游干扰对不同鸟类之间的取食竞争、种子雨以及种子库的影响，为旅游干扰和动植物关系影响提供更直接的实验证据。

4　结论

本研究发现，旅游活动对鸟类取食黄檗种实的行为产生了消极影响，这种影响减少了种子的扩散数量、改变了幼苗的更新格局。这表明，旅游活动不仅能对物种产生直接影响，而且也可能通过干扰某些关键的生态过程如动、植物关系对物种产生连锁影响[36]。这些影响具有潜在性，不容易被直接观察，因此可能给景观生态安全带来巨大风险。对此，在旅游开发过程中，应该严格限制旅游开发强度和面积，并尽可能增加缓冲区的范围以减少甚至避免旅游活动对景观内部某些关键生态过程的影响；同时，也要严格控制旅游者的活动范围，并对旅游者行为加以规范，尤其对具有复杂生态过程和较大脆弱性的景观交错带[37]应该加强管理，这对于景观生态安全、生物多样性保护具有重要意义。

参考文献（References）：

[1] Janzen D H. Tropical ecology of plants in the tropics. Edward Arnold Publishers, 1975.

[2] Harms K E, Wright S J, Calderón O, Hernández A, Herre E A. Pervasive density-dependent recruitment enhances seedling diversity in a tropical forest. Nature, 2000, 404(6777): 493-495.

[3] Damschen E I, Brudvig L A, Haddad N M, Levey D J, Orrock J L, Tewksbury J J. The movement ecology and dynamics of plant communities in fragmented landscapes. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2008, 105(49): 19078-19083.

[4] Schulz B, Döring J, Gottsberger G. Apparatus for measuring the fall velocity of anemochorous diaspores, with results from two plant communities. Oecologia, 1991, 86(3): 454-456.

[5] Bazzaz F A. Habitat selection in plants. The American Naturalist, 1991, 137(S1): S116-S130.

[6] Yamazaki Y, Naoe S, Masaki T, Isagi Y. Temporal variations in seed dispersal patterns of a bird-dispersed tree, *Swida controversa* (Cornaceae), in a temperate forest. Ecological Research, 2016, 31(2): 165-176.

[7] Van der Pijl L. Principles of dispersal in higher plants. The Bryologist, 1982, 72(4): 499-499.

[8] Nathan R, Getz W M, Revilla E, Holyoak M, Kadmon R, Saltz D, Smouse P E. A movement ecology paradigm for unifying organismal movement research. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2008, 105(49): 19052-19059.

[9] Foster M S. Feeding methods and efficiencies of selected frugivorous birds. The Condor, 1987, 89(3): 566-580.

[10] Barnea A, Yom-Tov Y, Friedman J. Effect of frugivorous birds on seed dispersal and germination of multi-seeded fruits. Acta Oecologica, 1992, 13(2): 209-219.

[11] 鲁长虎, 常家传. 食肉质果鸟对种子的传播作用. 生态学杂志, 1998, 17(1): 61-64.

[12] McEuen A B, Curran L M. Seed dispersal and recruitment limitation across spatial scales in temperate forest fragments. Ecology, 2004, 85(2): 507-518.

[13] Damschen E I, Haddad N M, Orrock J L, Tewksbury J J, Levey D J. Corridors increase plant species richness at large scales. Science, 2006, 313(5791): 1284-1286.

[14] Cordeiro N J, Ndangalasi H J, McEntee J P, Howe H F. Disperser limitation and recruitment of an endemic African tree in a fragmented landscape. Ecology, 2009, 90(4): 1030-1041.

[15] Trimble M J, van Aarde R J. Decline of birds in a human modified coastal dune forest landscape in South Africa. PLoS One, 2011, 6(1): e16176.

[16] Herrera J M, García D. Effects of forest fragmentation on seed dispersal and seedling establishment in ornithochorous trees. Conservation Biology, 2010, 24(4): 1089-1098.

[17] Uriarte M, Bruna E M, Rubim P, Anciães M, Jonckheere I. Effects of forest fragmentation on the seedling recruitment of a tropical herb: assessing seed vs. safe-site limitation. Ecology, 2010, 91(5): 1317-1328.

[18] Burger J, Gochfeld M. Role of human disturbance in response behavior of Laysan Albatrosses (*Diomedea immutabilis*). Bird Behavior, 1999, 13(1): 23-30.

[19] Finney S K, Pearce-Higgins J W, Yalden D W. The effect of recreational disturbance on an upland breeding bird, the golden plover *Pluvialis apricaria*. Biological Conservation, 2005, 121(1): 53-63.

[20] 马国强, 刘美斯, 吴培福, 周泳欣. 旅游干扰对鸟类多样性及取食距离的影响评价——以普达措国家公园为例. 林业资源管理, 2012, (1): 108-114.

[21] Francis C D, Ortega C P, Cruz A. Noise pollution filters bird communities based on vocal frequency. PLoS One, 2011, 6(11): e27052.

[22] Francis C D, Kleist N J, Ortega C P, Cruz A. Noise pollution alters ecological services: enhanced pollination and disrupted seed dispersal. Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences, 2012, 279(1793): 2727-2735.

[23] Schupp E W, Jordano P, Gómez J M. Seed dispersal effectiveness revisited: a conceptual review. New Phytologist, 2010, 188(2): 333-353.

[24] García D, Zamora R, Amico G C. Birds as suppliers of seed dispersal in temperate ecosystems: conservation guidelines from real-world landscapes. Conservation Biology, 2010, 24(4): 1070-1079.

[25] 李宁, 王征, 鲁长虎, 熊天石, 傅文源, 吴锦平. 斑块生境中食果鸟类对南方红豆杉种子的取食和传播. 生态学报, 2014, 34(7): 1681-1689.

[26] 鲁长虎, 常家传, 许青. 黄檗的更新特点及食果实鸟类对其种子的传播. 生态学杂志, 2004, 23(1): 24-29.

[27] 王巍, 马克平, 高贤明. 东灵山地区脊椎动物对辽东栎坚果捕食的时空格局. 植物学报, 2000, 42(3): 289-293.

[28] Sork V L. Examination of seed dispersal and survival in red oak, *Quercus Rubra* (Fagaceae), using metal-tagged acorns. Ecology, 1984, 65(3): 1020-1022.

[29] Wheelwright N T. Fruit-size, gape width, and the diets of fruit-eating birds. Ecology, 1985, 66(3): 808-818.

[30] Brudvig L A, Damschen E I, Tewksbury J J, Haddad N M, Levey D J. Landscape connectivity promotes plant biodiversity spillover into non-target habitats. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2009, 106(23): 9328-9332.

[31] Bekker R M, Verweij G L, Bakker J P, Fresco L M. Soil seed bank dynamics in hayfield succession. Journal of Ecology, 2000, 88(4): 594-607.

[32] Houle G. Seed dispersal and seedling recruitment of *Betula alleghaniensis*: spatial inconsistency in time. Ecology, 1998, 79(3): 807-818.

[33] Clark J S, Silman M, Kern R, Macklin E, Hillerislambers J. Seed dispersal near and far: patterns across temperate and tropical forests. Ecology, 1999, 80(5): 1475-1494.

[34] 向丽, 叶萌, 胡莹莹, 唐艳梅, 赵敏. 秃叶黄皮树和黄檗种子萌发习性的比较. 林业科技开发, 2006, 20(3): 30-32.

[35] Luzuriaga A L, Sánchez A M, Maestre F T, Escudero A. Assemblage of a semi-arid annual plant community: abiotic and biotic filters act hierarchically. PLoS One, 2012, 7(7): e41270.

[36] Liu B L, Su J B, Chen J W, Cui G F, Ma J Z. Anthropogenic halo disturbances alter landscape and plant richness: a ripple effect. PLoS One, 2013, 8(2): e56109.

[37] 肖笃宁, 布仁仓, 刘秀珍. 生态空间理论与景观异质性. 生态学报, 1997, 17(5): 453-461.